

中国荞麦属花粉形态及花被片和果实 微形态特征的研究

¹周忠泽* ²赵佐成 ¹汪旭莹 ¹许仁鑫 ¹李玉成

✉ 安徽大学生命科学学院 合肥 230039)

✉ 中国科学院成都生物研究所 成都 610041)

Pollen morphology, tepal and fruit microcharacteristics of the genus *Fagopyrum* Mill. from China

¹ZHOU Zhong-Ze* ²ZHAO Zuo-Cheng ¹WANG Xu-Ying ¹XU Ren-Xin ¹LI Yu-Cheng

✉ School of Life Science, Anhui University, Hefei 230039, China)

✉ Chengdu Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China)

Abstract Pollen morphology, and tepal and fruit microcharacteristics of the genus *Fagopyrum* Mill. (Polygonaceae) from China have been investigated. Pollen grains of ten species and one variety were observed under both light microscope (LM) and scanning electron microscope (SEM). They are prolate, or often subprolate/prolate to spheroidal in shape, and elliptical from equatorial view, circular from polar view, with their germination aperture being all 3-colporate. Based on the presence or absence of colpus membrane, two types of pollen grains can be recognized in the species studied. In type I, the colpus membrane is visible, and often beset with coarse granules. Four species, *F. dibotrys* (D. Don) Hara, *F. esculentum* Moench, *F. tataricum* (L.) Gaertn., and *F. statice* (Lévl.) H. Gross, have this type of pollen grains. In type II, the colpus membrane is invisible. Six species and one variety, *F. gracilipes* (Hemsl.) Damm. ex Diels, *F. leptopodum* (Diels) Hedb., *F. leptopodum* var. *grossii* (Lévl.) Lauener et Ferguson, *F. urophyllum* (Bur. et Franch.) H. Gross, *F. caudatum* (Sam.) A. J. Li, *F. gilesii* (Hemsl.) Hedb., and *F. lineare* (Sam.) Harald., have this type of pollen grains. The exine ornamentation in all the species studied is finely reticulate. The exine is very thick. The sexine is thicker than the nexine. The columellae are high, usually branched, and rounded at top in cross-section. The tectum is semi-ectate. To further study the exine ultrastructure, pollen grains of *F. esculentum* were examined under transmission electron microscope (TEM). The exine is clearly stratified into ectexine and endexine and the ectexine possesses tectum and columellae, but no foot layer. Adaxial tepal surface of the ten species and one variety was observed under SEM. Three tepal types are recognized based on the shape of epidermal cells and the surface ornamentation. In type I, the epidermal cells are mostly rectangular to narrowly rectangular, with the anticlinal walls being straight or slightly undulating, and the cuticular layer being longitudinally and undulately striate. This tepal type is found to occur in *F. statice* and *F. urophyllum*. In type II, the epidermal cells are elongated and irregular in shape, and strongly ridged, with the anticlinal walls being deeply or shallowly undulating, and the

2001-11-06 收稿, 2002-10-22 收修改稿。

基金项目: 安徽省自然科学基金(99042411, 03043101); 安徽大学青年骨干教师基金; 国家攀登项目特别支持(国科基字(1999)045)。

* 通讯联系人 (Author for correspondence) E-mail: <zhzz@mars.ahu.edu.cn>。电话: 0551-5107354。

cuticular layer being irregularly and undulately striate. This tepal type is found to occur in *F. caudatum*, *F. lineare*, *F. gracilipes* and *F. gilesii*. In type III, the epidermal cells are irregular in shape, and are papillose, with the anticlinal walls being straight and prominent, and the cuticular layer being densely and longitudinally striate. This type is found to occur in *F. dibotrys*, *F. esculentum*, *F. tataricum* and *F. leptopodum*. Fruit surface in the ten species and one variety was observed under SEM. Based on the surface ornamentation, the fruits can be divided into three types. In type I, the fruit surface is striate. This type is found to occur in *F. statice*, *F. caudatum*, *F. gilesii* and *F. lineare*. In type II, the fruit surface is warty granular, and sparsely striate among the granules. This type is found to occur in *F. gracilipes*, *F. leptopodum*, *F. leptopodum* var. *grossii* and *F. urophyllum*. In type III, the fruit surface is rugosely striate or striate-reticulate. This type is found to occur in *F. dibotrys*, *F. esculentum* and *F. tataricum*. Evidence from pollen morphology supports the separation of *Fagopyrum* from *Polygonum* as an independent genus. Relationships of the *Fagopyrum* species studied are discussed based on evidence from pollen morphology, and from tepal and fruit microcharacteristics. Brief speculation on the evolutionary trends of pollen, tepal and fruit microcharacteristics in the genus *Fagopyrum* is made.

Key words *Fagopyrum*, pollen, tepal, fruit, micromorphology, Polygonaceae.

摘要 研究了中国荞麦属 *Fagopyrum* Mill. 的花粉形态、花被片和果实微形态特征。根据沟膜的有无,花粉可以明显地区分为具沟膜者和不具沟膜者 2 类。透射电镜下显示,荞麦 *F. esculentum* Moench 的花粉外壁分化成两个明显的层次,即外壁外层和外壁内层。其外壁外层由覆盖层及柱状层组成,无基层。对花被片腹面的扫描电镜观察表明,根据细胞形状和表面纹饰,这些种类的花被片可分为 3 类。对果实表面的扫描电镜观察表明,这些种类的果实纹饰也可分为 3 类。根据上述结果,讨论了荞麦属的种间关系及花粉形态、花被片和果实一些微观性状的演化趋势。荞麦属的花粉形态极为一致,其外壁纹饰均为细网状,萌发孔为三孔沟,这支持将荞麦属从蓼属中分出独立成属的观点。本文还根据花粉形态特征及花被片和果实微形态特征讨论了国产荞麦属的种间关系,探讨了一些特征的演化趋势。

关键词 荞麦属;花粉;花被片;果实;微形态;蓼科

荞麦属约有 15 种,广布于亚洲及欧洲。我国有 10 种 1 变种,其中 2 种为栽培种(李安仁, 1998)。关于荞麦属是否应独立成属,历来颇有争议。Meisner(1826)首次将荞麦属作为蓼属中的一个组,但之后不久,他又同意将其独立作为一个属。Hooker(1886)通过仔细比较荞麦属与蓼属其他种类的形态特征,决定把荞麦属从蓼属中划分出来,独立成属。此外,仍有不少人赞同将荞麦属作为蓼属中的一个组,如 Steward(1930)仍将荞麦属作为广义蓼属中的一个组。Hedberg(1946)根据荞麦属花粉特殊的外壁纹饰和柱状层结构,植物体外部形态特征,以及解剖学特征和染色体基数,提出将荞麦属维持属级水平,并将荞麦属花粉划归为荞麦型(*Fagopyrum*-type)。近年来,国内一些学者也对荞麦属作了研究,如王建新和冯志坚(1994)将荞麦属作为一个组放入广义蓼属中,对其中 4 种植物的花粉形态进行了研究,李安仁(1993)根据植物体的外部形态特征,以及张小平和周忠泽(1998)根据荞麦属植物花粉特殊的柱状层小柱具分枝的花粉形态特征和染色体基数为 8 的细胞学特征,支持将荞麦属独立成一个属。

有关荞麦属花粉形态的研究,已有 Hedberg(1946)、Nowicke 和 Skvarla(1979)、Leeuwen 等(1988)、王建新和冯志坚(1994)、张小平和周忠泽(1998)等做过工作,但这些研究工作

在系统性上都有所欠缺,也未提及花粉形态特征在探讨荞麦属各种植物亲缘关系中的价值。本研究在总结前人工作的基础上,报道了中国荞麦属 10 种 1 变种植物的花粉形态、花被片及果实表皮的微形态特征,以期为荞麦属的系统与进化研究提供更丰富的资料。

1 材料和方法

1.1 材料

本实验中的花粉、花被片及果实材料为同一份材料,主要取自安徽大学生命科学学院标本室(ANU)、江苏省植物研究所标本馆(NAS)、中国科学院植物研究所标本馆(PE)及中国科学院成都生物研究所标本馆(CDBI)的腊叶标本(表 1)。

表 1 材料来源
Table 1 Origin of material

分类群 Taxon	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
金荞麦 <i>Fagopyrum dibotrys</i> (D. Don) Hara	浙江镇江 (Zhenjiang , Zhejiang)	周忠泽 Z. Z. Zhou 201103 (ANU)
荞麦 <i>F. esculentum</i> Moench	四川汶川 (Wenchuan , Sichuan)	周忠泽 Z. Z. Zhou 2049 (ANU)
细柄野荞麦 <i>F. gracilipes</i> (Hemsl.) Damm. ex Diels	云南祥云 (Xiangyun , Yunnan)	周忠泽 Z. Z. Zhou 8001 (ANU)
小野荞麦 <i>F. leptopodum</i> (Diels) Hedb.	云南大理 (Dali , Yunnan)	蒋英 Y. Tsiang 11203 (NAS)
疏穗小野荞麦 <i>F. leptopodum</i> var. <i>grossii</i> (Lév.) Lauener et Ferguson	云南永胜 (Yongsheng , Yunnan)	赵佐成 Z. C. Zhao 0038 (CDBI)
苦荞麦 <i>F. tataricum</i> (L.) Gaertn.	四川九寨沟 (Jiuzhaigou , Sichuan)	周忠泽 Z. Z. Zhou 2036 (ANU)
硬枝野荞麦 <i>F. urophyllum</i> (Bur. et Franch.) H. Gross	四川九寨沟 (Jiuzhaigou , Sichuan)	周忠泽 Z. Z. Zhou 2043 (ANU)
疏穗野荞麦 <i>F. caudatum</i> (Sam.) A. J. Li	四川茂县 (Maoxian , Sichuan)	周忠泽 Z. Z. Zhou 2046 (ANU)
长柄野荞麦 <i>F. static</i> (Lév.) H. Gross	贵州兴义 (Xingyi , Guizhou)	贵州队 Guizhou Exped. 7168 (PE)
心叶野荞麦 <i>F. gilesii</i> (Hemsl.) Hedb.	云南德钦 (Dèqèn , Yunnan)	赵佐成 Z. C. Zhao 0707 (CDBI)
线叶野荞麦 <i>F. lineare</i> (Sam.) Harald.	云南宾川 (Binchuan , Yunnan)	赵佐成 Z. C. Zhao 0170 (CDBI)

1.2 方法

1.2.1 光镜的花粉制备

采用 Erdtman 的醋酸酐分解法处理。用玻棒取出少量已处理好的花粉,放在置有一小块甘油胶的载玻片上,稍加热,使其熔化,然后将盖玻片在酒精灯上稍烤热,迅速盖上。

待甘油胶完全凝固,再用加拿大树胶将盖玻片周边封好,制成永久装片。每种花粉测量 30 粒,取其平均值、最大值和最小值,以示变化幅度。所有花粉玻片均存于安徽大学生命科学学院植物标本室。

1.2.2 扫描电镜的花粉、花被片、果实制备

用于扫描电镜观察的花粉材料,用 95% 乙醇自花药中洗出,然后于解剖镜下将花粉逐粒挑到粘有金属箔纸的铜台上,送入真空镀膜机中喷金,在 JSM-6300 型扫描电镜下观察、拍照并记录。用镊子小心从腊叶标本上取下花被片及果实,将花被片放到粘有金属箔纸的铜台上,其中花被片内面(腹面)朝上,送入真空镀膜机中喷金,在 JSM-6300 型扫描电镜下观察。若花被片、果实的表面形态特征完全一致,拍照中心部位并记录;若花被片、果实的形态特征不完全一致,基部中央和上部中央部位各拍照一张,并记录。

1.2.3 透射电镜的花粉制备

从腊叶标本上取一朵花,95% 和 100% 乙醇分别浸泡一天,然后用环氧树脂 Epon 812 对样品进行包埋。包埋前按 100% 乙醇:包埋剂 = 3:1; 1:1; 1:3 的比例分别浸透。浸透后再用纯树脂进行包埋,然后将包埋块放入 60 °C 恒温箱中聚合 48 h,取出后用 50 °C 左右的温水洗去胶囊,即得到制备好的样品包埋块。用 Ultracut-E 型超薄切片机切片。切片用醋酸双氧铀及柠檬酸铅进行双重染色,待样品干燥后用 JEM-100SX 透射电镜观察并拍摄电镜照片。

2 结果

2.1 花粉的形态特征

荞麦属各种的花粉形态特征详见表 2,分述如下。

金荞麦 *Fagopyrum dibotrys*

花粉粒为 3 孔沟(图 1),具沟膜,沟膜具颗粒(图 16)。外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角,每一沟间区赤道线上具 17 - 18 个网眼,网脊不具明显的峰。

荞麦 *F. esculentum*

花粉粒为 3 孔沟(图 3),具沟膜,沟膜具颗粒(图 17)。外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角,每一沟间区赤道线上具 14 - 15 个网眼,网眼不拉长,网脊不具明显的峰。荞麦花粉的外壁超微结构在透射电镜下显示,覆盖层具穿孔,外表面高低不平,具明显稀疏的三角形小凸起及凹沟,内表面高低不平,里面柱状层的小柱在近中部以上具分支,柱状层下面无基层。外壁内层较厚。覆盖层与柱状层近等厚,是外壁内层的 1.5 - 2 倍厚。(图 27)

细柄野荞麦 *F. gracilipes*

花粉粒为 3 孔沟(图 6),不具沟膜(图 18)。外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角,边缘不平,每一沟间区赤道线上具 7 - 8 个网眼,有的两个凹陷的网眼之间有沟联结互相融合在一起,网脊不具明显的峰。

小野荞麦 *F. leptopodium*

花粉粒为 3 孔沟(图 7),不具沟膜(图 19)。外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角,每一沟间区赤道线上具 13 - 14 个网眼,有的网眼拉长,网脊具明显的峰。

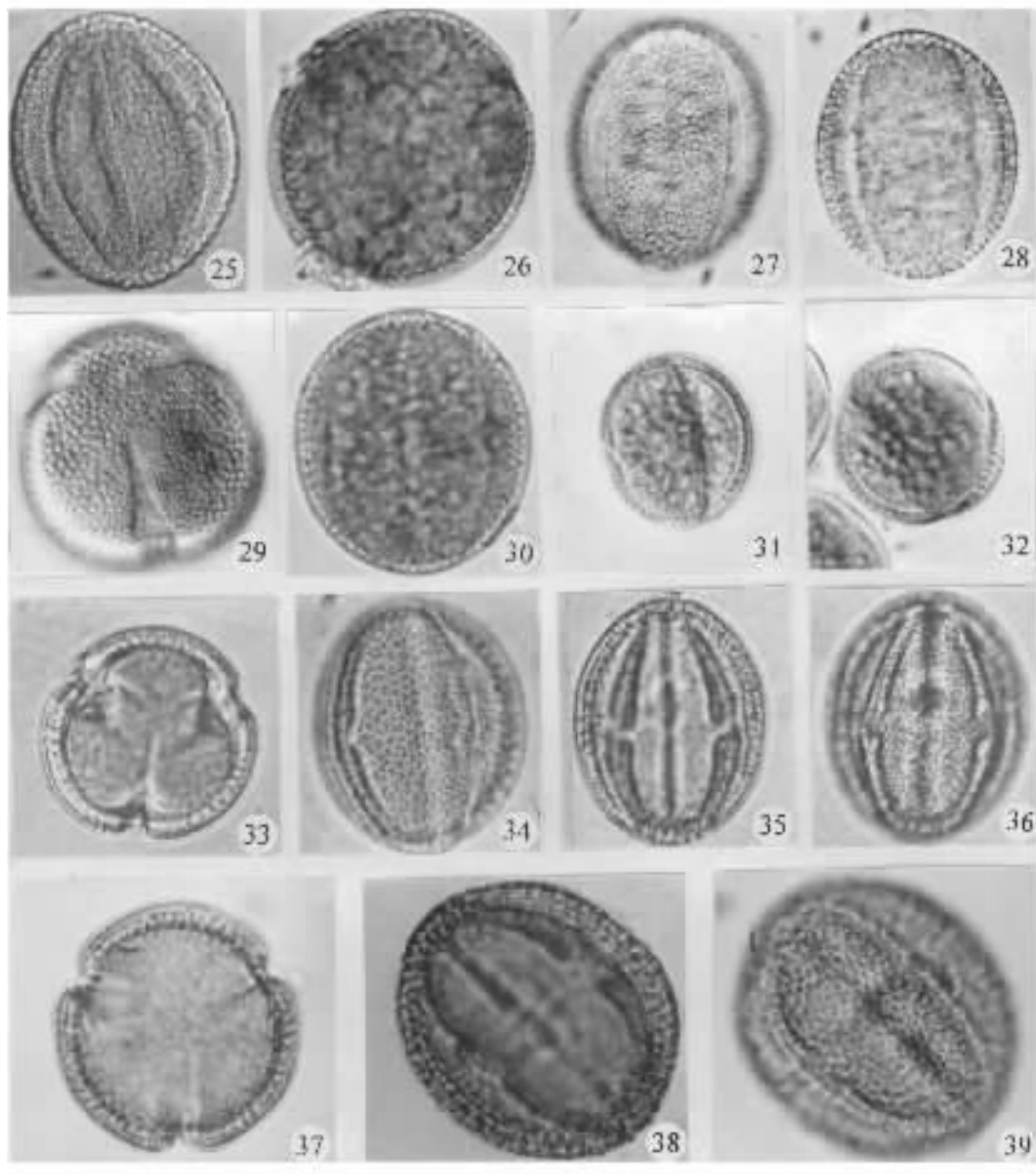


图 1-15 光镜下荞麦属植物的花粉形态

Figs. 1-15. LM micrographs of pollen in *Fagopyrum*. **1, 2.** *F. dibotrys*. 1. Equatorial view, ornamentation when moderately focused; 2. Polar view, cross-section. **3, 4.** *F. esculentum*. 3. Equatorial view, ornamentation when highly focused; 4. Equatorial view, cross-section. **5, 6.** *F. gracilepes*. 5. Polar view, ornamentation when highly focused; 6. Equatorial view, cross-section. **7, 8.** *F. leptopodum*. 7. Equatorial view, cross-section; 8. Polar view, cross-section. **9, 10.** *F. urophyllum*. 9. Polar view, cross-section; 10. Equatorial view, ornamentation when highly focused. **11, 12.** *F. tataricum*. 11. Equatorial view, cross-section; 12. Equatorial view, ornamentation when highly focused. **13.** *F. caudatum*. Polar view, cross-section. **14, 15.** *F. statice*. 14. Equatorial view, cross-section; 15. Equatorial view, ornamentation when highly focused. (1, 2, 7-12. $\times 800$; 3-6. $\times 1000$; 13-15. $\times 1200$)

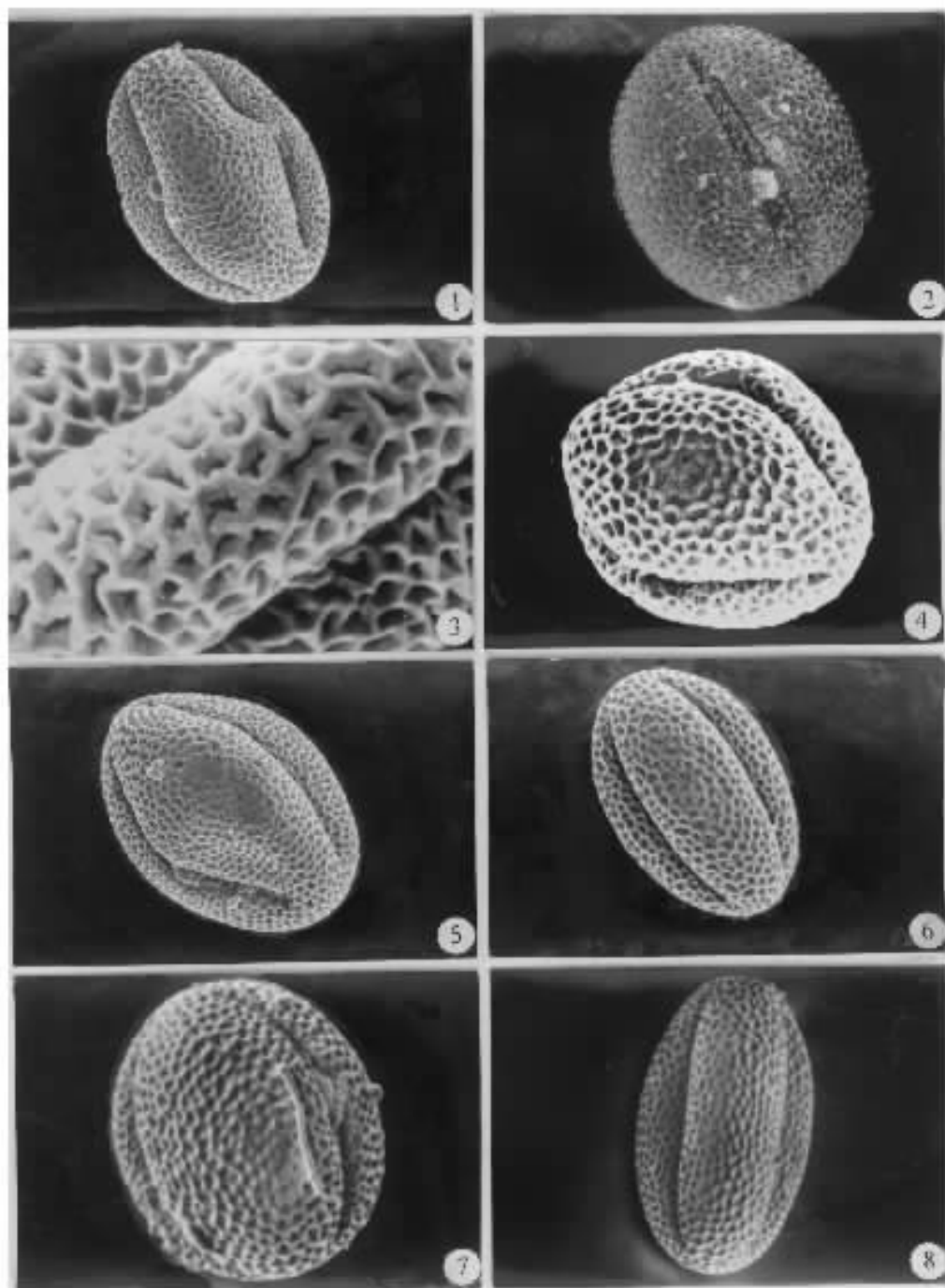


图 16-23 扫描电镜下荞麦属植物的花粉形态

Figs. 16-23. SEM micrographs of pollen in *Fagopyrum*. All from equatorial view. Note the colpus membrane is visible in 16, 17, 20, and 22; invisible in 18, 19, 21, and 23. **16.** *F. dibotrys*. **17.** *F. esculentum*. **18.** *F. gracilepes*. **19.** *F. leptopodum*. **20.** *F. tataricum*. **21.** *F. urophyllum*. **22.** *F. statice*. **23.** *F. caudatum*. (16. $\times 1200$; 17, 20, 23. $\times 2000$; 18. $\times 6000$; 19. $\times 3000$; 21. $\times 1800$; 22. $\times 2500$)

表 2 国产荞麦属花粉的形态特征
Table 2 Pollen characteristics of the genus *Fagopyrum* from China

分类群 Taxon	形状 Shape	大小 Size (μm)	萌发孔 Aperture	外壁特征 Characteristics of exine				图 Fig- ures
				层次 Stratification	厚度 Thick- ness (μm)	纹饰 Ornamentation		
						光镜下 Under LM	电镜下 Under SEM	
金荞麦 <i>F. dibotrys</i>	近长球形至长球形 subprolate to prolate	(43.0–54.4) 49.3×37.4 (32.3–49.3); P/E=1.32 (1.10–1.44)	3孔沟,具沟膜 3-colporate, colpus mem- brane visible	二层,外层是内层的2倍厚 2-layered, sexine two times thicker than nexine	3.4	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	1 2, 16
荞麦 <i>F. esculentum</i>	近长球形至长球形 subprolate to prolate	(37.5–48.0) 41.0×30.6 (28.0–33.8); P/E=1.34 (1.15–1.47)	3孔沟,具沟膜 3-colporate, colpus mem- brane visible	二层,外层是内层的2倍厚 2-layered, sexine two times thicker than nexine	3.8	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	3 4, 17 27
细柄野荞麦 <i>F. gracilipes</i>	近球形至近长球形 subspheroidal to subprolate	(31.3–40.0) 34.9×31.7 (28.8–34.0); P/E=1.10 (1.07–1.20)	3孔沟,无沟膜 3-colporate, colpus mem- brane invisible	二层,外层比内层略厚 2-layered, sexine slightly thicker than nexine	3.5	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	5 6, 18
小野荞麦 <i>F. leptopodum</i>	近球形至近长球形 subspheroidal to subprolate	(22.1–27.2) 25.5×23.1 (22.1–24.0); P/E=1.15 (1.08–1.23)	3孔沟,无沟膜 3-colporate, colpus mem- brane invisible	二层,外层比内层略厚 2-layered, sexine slightly thicker than nexine	3.0	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	7 8, 19
疏穗小野荞麦 <i>F. leptopodum</i> var. <i>grossii</i>	近长球形至长球形 subprolate to prolate	(36.3–45.0) 37.5×32.5 (31.3–37.5); P/E=1.20 (1.15–1.36)	3孔沟,无沟膜 3-colporate, colpus mem- brane invisible	二层,外层是内层的2倍厚 2-layered, sexine two times thicker than nexine	3.8–5.0	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	24
苦荞麦 <i>F. tataricum</i>	近长球形至长球形 subprolate to prolate	(33.0–37.4) 35.7×26.2 (24.0–27.2); P/E=1.31 (1.25–1.38)	3孔沟,具沟膜 3-colporate, colpus mem- brane visible	二层,外层是内层的2倍厚 2-layered, sexine two times thicker than nexine	3.4	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	11 12, 20
硬枝野荞麦 <i>F. urophyllum</i>	近球形至近长球形 subspheroidal to subprolate	(29.0–35.7) 32.3×29.0 (24.0–32.3); P/E=1.11 (1.07–1.26)	3孔沟,无沟膜 3-colporate, colpus mem- brane invisible	二层,外层比内层略厚 2-layered, sexine slightly thicker than nexine	3.4	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	9 10, 21
长柄野荞麦 <i>F. statice</i>	近球形至近长球形 subspheroidal to subprolate	(36.5–42.5) 39.4×30.0 (28.5–31.5); P/E=1.2 (1.16–1.34)	3孔沟,具沟膜 3-colporate, colpus mem- brane visible	二层,外层比内层略厚 2-layered, sexine slightly thicker than nexine	3.8	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	14 15, 22
疏穗野荞麦 <i>F. caudatum</i>	近长球形至长球形 subprolate to prolate	(42.5–47.5) 44.7×33.0 (27.5–35.8); P/E=1.37 (1.26–1.50)	3孔沟,无沟膜 3-colporate, colpus mem- brane invisible	二层,外层是内层的2倍厚 2-layered, sexine two times thicker than nexine	3.8	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	13 23

表 2(续) Table 2(continued)

分类群 Taxon	形状 Shape	大小 Size (μm)	萌发孔 Aperture	外壁特征 Characteristics of exine				图 Fig- ures
				层次 Stratification	厚度 Thick- ness (μm)	纹饰 Ornamentation		
						光镜下 Under LM	电镜下 Under SEM	
心叶野荞麦 <i>F. gilesii</i>	近长球形至长球形 subprolate to prolate	(23.8 – 37.5) 30.0 × 23.8 (17.5 – 25.0) ; P/E = 1.21 (1.19 – 1.50)	3 孔沟 , 无沟膜 3-colporate , colpus mem- brane invisible	二层 , 外层是内层的 3 倍厚 2-layered , sexine 3 times thicker than nexine	3.8	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	25
线叶野荞麦 <i>F. lineare</i>	近长球形至长球形 subprolate to prolate	(27.5 – 40.0) 32.5 × 26.3 (25.0 – 30.0) ; P/E = 1.30 (1.10 – 1.35)	3 孔沟 , 无沟膜 3-colporate , colpus mem- brane invisible	二层 , 外层是内层的 2 倍厚 2-layered , sexine two times thicker than nexine	2.5 – 3.5	细网状 finely reticu- late	网眼有棱角 lumina angled	26

P/E : 花粉极轴长度(P)与赤道轴长度(E)之比。 P/E : ratio of the length of the polar axis (P) to the equatorial diameter (E).

疏穗小野荞麦 *F. leptopodium* var. *grossii*

花粉粒为 3 孔沟 , 不具沟膜(图 24)。 外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角 , 每一沟间区赤道线上具 9 – 10 个网眼 , 网眼不拉长 , 网脊不具明显的峰。

苦荞麦 *F. tataricum*

花粉粒为 3 孔沟(图 11 , 12) , 具沟膜(图 20)。 外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角 , 每一沟间区赤道线上具 19 – 20 个网眼 , 网眼不拉长 , 网脊不具明显的峰。

硬枝野荞麦 *F. urophyllum*

花粉粒为 3 孔沟(图 10) , 不具沟膜(图 21)。 外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角 , 每一沟间区赤道线上具 9 – 10 个网眼 , 网眼不拉长 , 网脊不具明显的峰。

长柄野荞麦 *F. statice*

花粉粒为 3 孔沟(图 14 , 15) , 具沟膜(图 22)。 外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角 , 每一沟间区赤道线上具 16 – 18 个网眼 , 网眼不拉长 , 网脊不具明显的峰。

疏穗野荞麦 *F. caudatum*

花粉粒为 3 孔沟 , 不具沟膜(图 23)。 外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角 , 每一沟间区赤道线上具 9 – 10 个网眼 , 网眼不拉长 , 网脊不具明显的峰。

心叶野荞麦 *F. gilesii*

花粉粒为 3 孔沟 , 不具沟膜(图 25)。 外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角 , 每一沟间区赤道线上具 10 – 11 个网眼 , 网眼不拉长 , 网脊具明显的峰。

线叶野荞麦 *F. lineare*

花粉粒为 3 孔沟 , 不具沟膜(图 26)。 外壁纹饰在扫描电镜下网眼有棱角 , 每一沟间区赤道线上具 10 – 11 个网眼 , 网眼不拉长 , 网脊具明显的峰。

根据上面的叙述 , 可见荞麦属的花粉在形态特征上有以下共同点 : 花粉粒近球形、近长球形至长球形 , P/E = 1.07 – 1.50 , 赤道面观椭圆形 , 极面观三裂圆形。 大小为 22.1 – 54.4 × 17.5 – 49.3 μm , 最小的花粉为小野荞麦 , 22.1 – 27.2 × 22.1 – 24.0 μm 。 萌发孔为

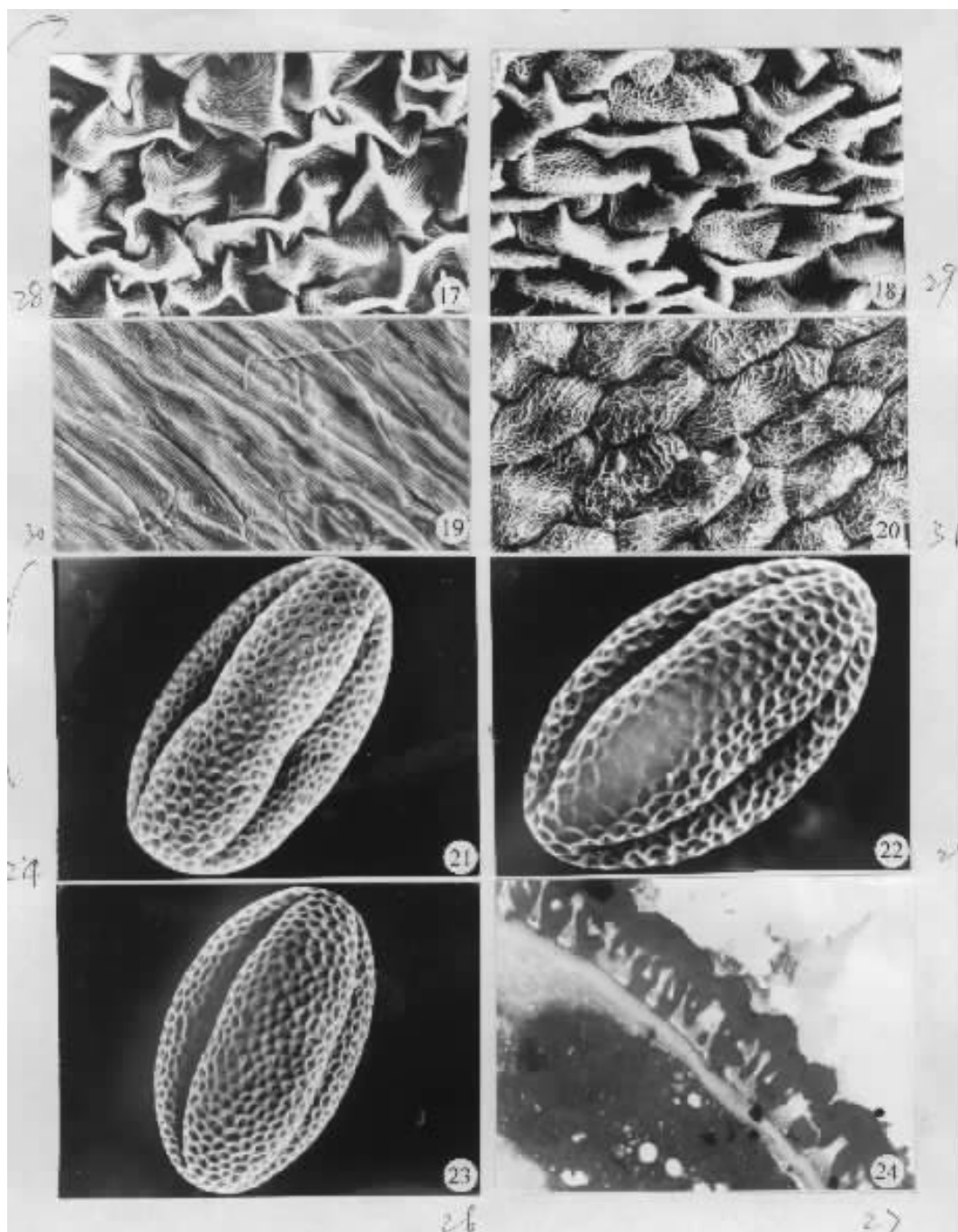


图 24-26. 扫描电镜下荞麦属植物的花粉形态 图 27. 透射电镜下荞麦的花粉形态 图 28-31. 扫描电镜下荞麦属植物花被片的腹面表皮细胞形态

Figs. 24-26. SEM micrographs of pollen in *Fagopyrum*. All from equatorial view. Note the colpus membrane is invisible. **24.** *F. leptopodium* var. *grossii*. **25.** *F. gilesii*. **26.** *F. lineare*. **Fig. 27.** TEM micrograph of pollen of *F. esculentum*, showing the exine ultrastructure. **Figs. 28-31.** SEM micrographs of the epidermal cells of the adaxial surface of tepals in *Fagopyrum*. Note the epidermal cells are strongly ridged in 28 and 29; smooth-surfaced in 30 and 31. **28.** *F. gracilipes*. **29.** *F. gilesii*. **30.** *F. statice*. **31.** *F. urophyllum*. (24. $\times 2000$; 25. $\times 2700$; 26. $\times 2200$; 27. $\times 5000$; 28, 29. $\times 1200$; 30. $\times 750$; 31. $\times 900$)

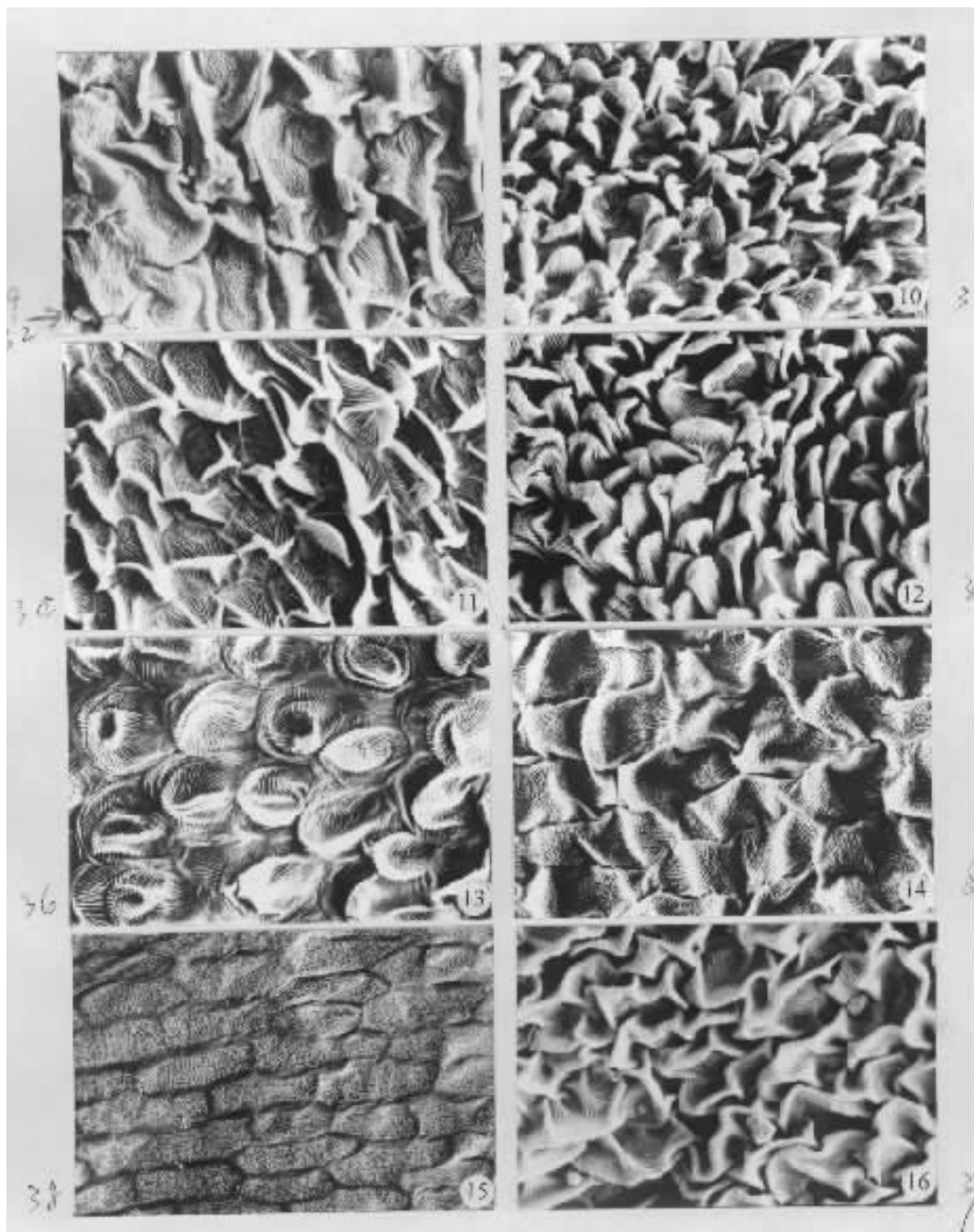


图 32 - 39 扫描电镜下荞麦属植物花被片的腹面表皮细胞形态

Figs. 32 - 39. SEM micrographs of the epidermal cells of the adaxial surface of tepals in *Fagopyrum*. Note the epidermal cells are strongly ridged in 32 and 39; papillose in 33 - 37; and smooth-surfaced in 38. **32.** *F. caudatum*. **33.** *F. dibotrys*. **34.** *F. esculentum*. **35.** *F. tataricum*. **36.** *F. leptopodum*. **37, 38.** *F. leptopodum* var. *grossii*. **39.** *F. lineare*. (32, 33, $\times 900$; 34, 37, $\times 750$; 35, 36, 39, $\times 1000$; 38, $\times 450$)

3 孔沟 ,并且可以明显分为两类 ,即 :类型 I ,具沟膜 ,且沟膜上具粗颗粒 ;类型 II ,不具沟膜 ,外壁纹饰为细网状 ,外壁 2 层 ,厚度 3.0 – 5.0 μm ,花粉外壁在透射电镜下显示 ,覆盖层具穿孔 ,里面柱状层的小柱在近中部以上具分支 ,小柱间空隙明显且均匀 ,柱状层下面无基层 ,外壁内层较厚。

2.2 花被片腹面和果实表面微形态特征

国产荞麦属花被片腹面和果实表面微形态特征详见表 3。

表 3 国产荞麦属花被片腹面微形态特征和果实表面微形态特征
Table 3 Micromorphological characteristics of the adaxial surface of tepals and of the surface of fruits in the genus *Fagopyrum* from China

分类群 Taxon	花被片 Tepal			果实 Fruit	图 Figures
	表皮细胞形状 Shape of epidermal cells	角质层的纹饰 Ornamentation of cuticular layer	垂周壁 Anticlinal wall	表面纹饰 Surface ornamentation	
金荞麦 <i>F. dibotrys</i>	不规则 ,具乳 头状凸起 irregular , papillose	具纵向致密的 条纹 longitudinally and densely striate	直至凸起 straight to prominant	皱纹网状 ,网眼圆形至方形 ,网脊 具粗条纹 rugosely reticulate ,lumina circular to square ,muri widely striate	33 A6
荞麦 <i>F. esculentum</i>	不规则 ,具乳 头状凸起 irregular , papillose	具纵向致密的 条纹 longitudinally and densely striate	直至凸起 straight to prominant	条纹网状 ,网眼狭长方形 ,网脊平 滑 striately reticulate , lumina narrowly rectangular , muri smooth	34 A7
细柄野荞麦 <i>F. gracilipes</i>	长方形 ,具强 烈隆起的脊 rectangular , strongly ridged	具深而无规则 的条纹 deeply and irregularly striate	深波状 sinuate	具瘤状颗粒 ,瘤状颗粒间的细条纹 多 ,不明显 warty granular , densely and finely yet indistinctly striate among the granules	28 A3
小野荞麦 <i>F. leptopodum</i>	不规则 ,具乳 头状凸起 irregular , papillose	具纵向致密的 条纹 longitudinally and densely striate	直至凸起 straight to prominant	具瘤状颗粒 ,瘤状颗粒间细条纹 少 ,不明显 warty granular , sparsely , finely and indistinctly striate among the granules	36
疏穗小野荞 麦 <i>F. leptopodum</i> var. <i>grossii</i>	下部的细胞 为长方形至 狭长方形 ;中 上部的细胞 为长方形 ,具 乳头状凸起 cells in the lower part rectangular to narrowly rect- angular , those in the middle and upper parts rectangu- lar and papillose	下部细胞的角 质层具纵向条 纹 ,细胞两端为 无规则的条纹 ; 中上部细胞的 角质层具一些 无规则的条纹 longitudinally striate in cells of the lower part , but irregularly striate at both ends of cells ; sparsely and irregularly striate in cells of the middle and upper parts	直至浅波 状 straight to shallowly sinuate	瘤状颗粒 ,瘤状颗粒间细条纹少 , 不明显 warty granular , sparsely , finely and indistinctly striate among the granules	37 38 A4

表 3(续) Table 3(continued)

分类群 Taxon	花被片 Tepal			果实 Fruit	图 Figures
	表皮细胞形状 Shape of epidermal cells	角质层的纹饰 Ornamentation of cuticular layer	垂周壁 Anticlinal wall	表面纹饰 Surface ornamentation	
苦荞麦 <i>F. tataricum</i>	不规则 ,具乳 头状凸起 irregular , papillose	具纵向致密的 条纹 longitudinally and densely striate	直 并且 凸 起 straight and prominent	皱纹网状 ,中部网眼狭长方形 ,网 脊具粗条纹 边缘网眼圆形至长方 形 ,网脊平滑 rugosely reticulate , lumina narrowly rectangular and muri widely striate in the middle part ; lumina circular to rectangular and muri smooth in the margin	35 48 49
硬枝野荞麦 <i>F. urophyllum</i>	近长方形至 长方形 ,表面 平整 subrectangular to rectangular , smooth-sur- faced	具波浪形的纵 向条纹 undulately and longitudinally striate	直 至 浅 波 状 straight to shallowly sinuate	瘤状颗粒 ,瘤状颗粒间细条纹少 , 不明显 wartly granular , sparsely , finely and indistinctly striate among the granules	31 45
长柄野荞麦 <i>F. statice</i>	狭长方形 ,表 面平整 narrowly rectangular , smooth-sur- faced	细长的波浪状 纵向条纹 finely , undulately and longitudinally striate	直 straight	条纹细 ,明显 ,稍弯曲 finely and distinctly striate , slightly curved	30
疏穗野荞麦 <i>F. caudatum</i>	长方形 ,具强 烈隆起的脊 rectangular , strongly ridged	浅的波浪形纵 向条纹 shallowly , undu- lately and longi- tudinally striate	深波状 sinuate	条纹浅 ,不明显 ,直 shallowly and indistinctly striate , straight	32 40
心叶野荞麦 <i>F. gilesii</i>	长方形 ,具强 烈隆起的脊 rectangular , strongly ridged	发达的不规则 条纹 conspicuously and irregularly striate	浅波状 至 深波状 shallowly sinuate to sinuate	具发达的波状条纹 ,条纹之间呈不 规则的网状 conspicuously and undulately striate , lumina irregular between striae	29 42
线叶野荞麦 <i>F. lineare</i>	长方形 ,具强 烈隆起的脊 rectangular , strongly ridged	浅的不规则的 条纹 shallowly and irregularly striate	深波状 sinuate	条纹粗 ,明显 ,急度弯曲为不规则 的半圆形 widely and distinctly striate , striae strongly curved to irregularly semicircu- lar	39 41

2.2.1 花被片腹面微形态特征

对花被片腹面的表皮观察表明 ,这些种类的花被片可分为 3 类。类型Ⅰ :表皮细胞为长方形至细长方形 ,表面平整 ,不具乳头状的凸起或隆起的脊 ,细胞的垂周壁直 ,角质层具纵向波浪形条纹。长柄野荞麦和硬枝野荞麦具这种类型的花被片。类型Ⅱ :表皮细胞不规则 ,具强烈隆起的脊 ,细胞的垂周壁为浅的波浪形至深的波浪形 ,角质层具不规则波浪形条纹。疏穗野荞麦、线叶野荞麦、细柄野荞麦和心叶野荞麦具这种类型的花被片。类型Ⅲ :表皮细胞不规则 ,具明显的乳头状凸起 ,细胞的垂周壁不规则 ,角质层具纵向的致密条

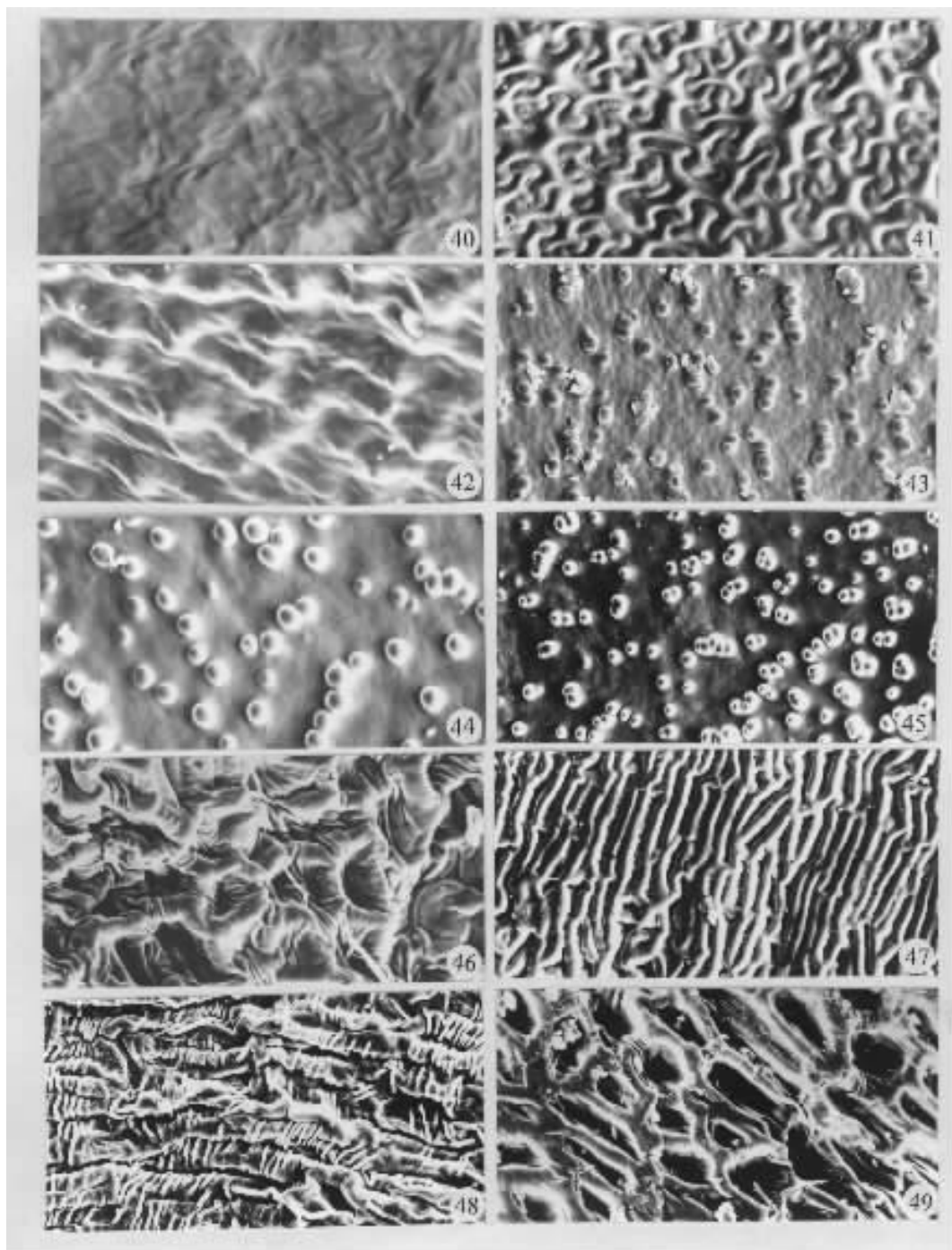


图 40 - 49 扫描电镜下荞麦属植物的果实表面纹饰

Figs. 40 - 49. SEM micrographs of the surface ornamentation of fruits in *Fagopyrum*. Note the striate ornamentation in 40, 41 and 42; the warty granules in 43, 44 and 45. 40. *F. caudatum*. 41. *F. lineare*. 42. *F. gilesii*. 43. *F. gracilepes*. 44. *F. leptopodum* var. *grossii*. 45. *F. urophyllum*. 46. *F. dibotrys*, note the rugosely reticulate ornamentation. 47. *F. esculentum*, note the striate-reticulate ornamentation. 48, 49. *F. tataricum*, note the muri widely striate in 48 and smooth in 49. (40, 44. $\times 450$; 41. $\times 1200$; 42, 48. $\times 600$; 43. $\times 250$; 45. $\times 200$; 46, 47. $\times 400$; 49. $\times 500$)

纹。金荞麦、荞麦、苦荞麦和小野荞麦具这种类型的花被片。

2.2.2 荞麦属果实的表面微形态特征

对果实的表皮观察表明,这些种类的果实表皮纹饰可分为 3 类。类型 I :表皮具条状纹饰。这种类型的植物有长柄野荞麦、疏穗野荞麦、心叶野荞麦和线叶野荞麦等 4 种。类型 II :表皮具瘤状颗粒,瘤状颗粒间具稀疏细条纹。这种类型的植物有细柄野荞麦、小野荞麦、疏穗小野荞麦、硬枝野荞麦等 3 种 1 变种。类型 III :表皮具网状皱纹或网状条纹。这种类型的植物有金荞麦、荞麦和苦荞麦等 3 种。

3 讨 论

3.1 花粉特征支持将荞麦属从广义蓼属中分出

Steward (1930) 依据植物体的形态特征,如花的着生位置与花序类型、果被具翅与否、植株分枝与否、有无肉质或木质坚硬根茎、茎直立与缠绕、是否具倒刺、叶片有无关节及叶基形状、托叶鞘形状、柱头形状与是否宿存、瘦果形状等性状将蓼族 Polygonaceae 划分为金线草属 *Tovara* Adans. (即 *Antenoron* Rafin.) 冰岛蓼属 *Koenigia* L. 和蓼属 *Polygonum* L. 3 个属,并将荞麦属作为一个组划入蓼属中。Hedberg (1946) 根据荞麦属花粉特殊的外壁纹饰即细网状、柱状层结构即柱状层小柱具分枝和植物体外部形态特征——叶为三角形、卵心形、箭形或戟形,掌状叶脉全缘、瘦果长于花被裂片 1–2 倍,一年生或多年生草本,染色体基数为 8,而广义蓼属的染色体基数为 10 和 11,提出将荞麦属维持属级水平。Leeuwen (1988) 根据荞麦属植物花粉的显著特征,即柱状层有分枝及其外壁纹饰均为细网状、萌发孔为三孔沟等特征也将荞麦属作为一个独立的属。李安仁 (1998) 根据植物形态同意将荞麦属作为单独的一个属。本文通过对中国产荞麦属 10 种 1 变种植物花粉形态的研究,对荞麦属的花粉形态有了较全面系统的认识,这些花粉都属于典型的荞麦型,即花粉的小柱有分枝,其外壁纹饰均为细网状,萌发孔为三孔沟。本文作者认为,荞麦属的花粉有着非常一致的形态特征,不同于蓼属其他的花粉类型(张小平,周忠泽,1998),支持将其作为单独的一个属。

3.2 荞麦属花粉萌发孔特征的演化趋势及外壁纹饰和外壁结构可能的分类学意义

荞麦属花粉萌发孔为三孔沟,并且可以明显地区分为两类。类型 I,具沟膜,且沟膜上具粗颗粒。这种类型的植物有金荞麦、荞麦、苦荞麦及长柄野荞麦 4 种。类型 II,不具沟膜。这种类型的植物有疏穗野荞麦、小野荞麦、疏穗小野荞麦、线叶野荞麦、细柄野荞麦、心叶野荞麦、硬枝野荞麦 6 种 1 变种。由于荞麦属植物为虫媒植物,其花粉的沟膜具颗粒,应有助于更好地适应虫媒传粉。因此,花粉具沟膜者应为进化的类型,花粉不具沟膜者应为原始的类型。

此外,荞麦属植物花粉的外壁纹饰均为细网状,Hong & Choi (1998) 提出可将此细网状纹饰分为两类。类型 I :网眼有棱角;类型 II,网眼无棱角,边缘不平。在本文观察的 10 种 1 变种荞麦属植物中,没有网眼无棱角的类型。这一特征的意义尚待结合其他属的研究进一步探讨。

本文对荞麦 *Fagopyrum esculentum* 花粉外壁进行了超薄切片观察,在透射电镜下显示其外壁仅具覆盖层、柱状层和外壁内层,而柱状层下面无基层,与被子植物花粉外壁具典

型的4层结构有差异。Nowicke & Skvarla(1979)报道蓼属的 *Polygonum cilinode* Michx. 及酸模属的 *Rumex acetosa* 的花粉外壁均无基层。作者曾观察蓼科的6属15种植物花粉中都有明显的基层(周忠泽等,2000),说明在蓼科中花粉外壁存在基层是占多数,无基层仅在少数属或种中存在,这一差异的分类学意义值得注意。

3.3 花被片腹面微形态特征及果实表面微形态特征可能的演化趋势

疏穗小野荞麦花被片表皮腹面由2类细胞组成,即中下部以下的部分由长方形至狭长方形细胞组成,细胞的垂周壁直,细胞无乳头状凸起,而中上部以上的部分由短的方形细胞组成,细胞的垂周壁浅波浪形,细胞具明显乳头状凸起,角质层具纵向的致密的条纹。Hong等(1998)在苦荞麦花被片上也发现有过渡类型,即表皮细胞从稍具方形、具直的垂周壁、表面具横向条纹的类型过渡到典型圆形的乳头状,角质层具纵向的致密的条纹。这意味着圆形乳头状凸起的细胞可能是由长方形至细长方形细胞经收缩、缩短而形成的。

在花被片的个体发育过程中,组成花被片原基的原始细胞经过分裂生长分化形成花被片。位于花被片基部的细胞是后期发育形成的,细胞较少分化,细胞为长方形,仅角质层分化为各种条纹,位于花被片中上部的细胞是早期发育形成的,细胞形态和结构都分化较大,不仅角质层分化有各种条纹,细胞进一步收缩、缩短而形成圆形,细胞壁向外突起形成乳凸。因此,我们推测花被片的3种类型形态特征的演化趋势可能为类型Ⅰ→类型Ⅱ→类型Ⅲ。

由于荞麦属植物是虫媒传粉,因此花被片的乳头状凸起、隆起的脊、细胞垂周壁具不规则的凸起形成深的波浪形等特点,很可能有助于给传粉昆虫提供较好的落足点,甚至由于光线的作用产生明暗相间的光学效果可以使花被片起到吸引昆虫的作用(Hong & Choi, 1998)。因此这种花被片的特征可以被认为是植物在进化中适应环境的结果。

对果实的表皮观察表明,国产荞麦属种类的果实纹饰可分为3类。在具网状纹饰类型的果实中,其基部光滑。因为在果实的个体发育过程中,位于果实基部的表皮细胞是后期发育形成的,细胞较少分化,表面光滑或具浅的条纹,应为较原始的性状,位于果实上部的细胞是早期发育形成的,细胞形态分化较大,形成瘤状至网状纹饰,应为较进化的性状。因此,我们认为果实3种类型形态特征的进化趋势应为条纹→瘤状颗粒→网纹。

3.4 结 论

综上所述,目前已知的荞麦属10种1变种之间的亲缘关系可以从花部的花粉、花被片及果实3个角度予以分析。疏穗野荞麦、心叶野荞麦和线叶野荞麦3种植物的花粉不具沟膜,花被片腹面表皮细胞具强烈隆起的脊或不明显的乳头状凸起,果实表面纹饰为条状,因此它们的亲缘关系可能较近,而且可能是荞麦属中原始的类群。小野荞麦和疏穗小野荞麦的花粉不具沟膜,花被片腹面表皮细胞具乳头状的凸起,果实纹饰为瘤状,可能是荞麦属中由原始向进化类型过渡的类群。金荞麦、荞麦和苦荞麦3种植物的花粉具沟膜,花被片腹面表皮细胞具乳头状凸起,果实纹饰为网纹状,因此它们的亲缘关系可能较近,可能是荞麦属中较进化的类群。其他3种,即长柄野荞麦、硬枝野荞麦及细柄野荞麦在花粉、花被片及果实三方面的微形态特征的进化趋势方面彼此不完全一致,它们与其他种的关系有待进一步研究。其中硬枝野荞麦及细柄野荞麦在花粉及果实两方面的微形态特征较一致,即花粉不具沟膜,果实表面的纹饰为瘤状颗粒,但硬枝野荞麦花被片腹面细

胞表面平整,而细柄野荞麦花被片腹面表皮细胞具隆起的脊;长柄野荞麦及硬枝野荞麦 2 种仅在花被片方面的微形态特征较一致,即花被片腹面表皮细胞表面都平整,而在花粉及果实两方面的微形态特征不一致,即长柄野荞麦花粉具沟膜,果实表面的纹饰为条纹,硬枝野荞麦花粉不具沟膜,果实表面的纹饰为瘤状颗粒。

参 考 文 献

- Hedberg O. 1946. Pollen morphology in the genus *Polygonum* L. s. lat. and its taxonomical significance. Svensk Botanisk Tidskrift 40: 371 – 404.
- Hong S P, Choi J H. 1998. Pollen morphology of the genus *Fagopyrum* Mill. Korean Journal of Plant Taxonomy 28: 281 – 300.
- Hong S P, Ronse Decraene L P, Smets E. 1998. Systematic significance of tepal surface morphology in tribes Persicarieae and Polygoneae (Polygonaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 127: 91 – 116.
- Hooker J D. 1886. The Flora of British India. London: Reeve and Co. 5: 22 – 61.
- Leeuwen P V, Punt W, Hoen P P. 1988. The Northwest European Pollen Flora—43. Polygonaceae. Review of Palaeobotany and Palynology 57: 81 – 151.
- Li A-J (李安仁). 1993. Polygonaceae. In: Wang W-T (王文采) ed. Vascular Plants of the Hengduan Mountains. Beijing: Science Press. 1: 354 – 356.
- Li A-J (李安仁). 1998. Polygonaceae. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Science Press. 25(1): 108 – 117.
- Meisner C F. 1826. Monographiae Generis Polygoni Prodrromus. Paris: Victor Masson.
- Nowicke J W, Skvarla J J. 1979. Pollen morphology: the potential influence in higher order systematics. Annals of the Missouri Botanical Garden 66: 633 – 700.
- Steward A N. 1930. The Polygoneae of Eastern Asia. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University 5 (88): 1 – 129.
- Wang J-X(王建新), Feng Z-J(冯志坚). 1994. A study on pollen morphology of *Polygonum* in China. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 32: 219 – 231.
- Zhang X-P(张小平), Zhou Z-Z(周忠泽). 1998. A study on pollen morphology and its phylogeny of Polygonaceae in China. Hefei: Press of University of Science and Technology of China.
- Zhou Z-Z(周忠泽), Xu R-X(许仁鑫), Zhuang Y-L(庄永龙), Lin Z-Q(林中清). 2000. Studies on pollen exine ultrastructure of the Polygonaceae. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 38: 446 – 451.